УДК (591.83+591.472) : 599.742.4

Н. А. Слесаренко

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СУСТАВНОГО ХРЯЩА У НЕКОТОРЫХ КУНЬИХ

При весьма сходных структуре и биологических свойствах суставной хрящ в сравнении с гиалиновым хрящом других локализаций имеет свои, только ему присущие особенности, обусловленные закономерностями его становления в системе скелетных образований организма и особой ролью в функционировании суставов. Из отличительных черт, заметно выделяющих суставной хрящ среди других хрящевых образований, можно назвать следующие.

На суставном хряще, как известно, отсутствует перихондр, который в гиалиновом хряще других локализаций выполняет функцию трофики, восстановления и аппозиционного роста. Хрящевому покрову суставов свойственны не совсем обычные топографические отношения с соседствующими тканями, при которых одной своей поверхностью он прочно связан с твердым костным основанием, а другой — граничит с жидкой средой сустава (синовиальной жидкостью). Формирование суставного хряща происходит не из отдельной провизорной структуры, а в ходе энхондрального замещения хрящевой закладки всего скелетного звена путем отграничения периферической хрящевой полоски со стороны суставной поверхности. Суставной хрящ дифференцируется, поддерживает свою структуру и функционирует только в тесной связи с подлежащей костью и синовиальной средой сустава. Все это должно свидетельствовать о наличии в суставном хряще своих особых источников и механизмов питания, роста и поддержания целостности. И хотя особенности структуры и биологии суставного хряща являлись в различное время предметом многих исследований, они не раскрыты в полной мере до настоящего времени.

Суставной хрящ при его сравнительно ограниченном представительстве в организме имеет большое значение в функции суставов и, естественно, в биомеханике всего опорно-локомоторного аппарата человека и животных. В то же время сам по себе суставной хрящ является довольно пластичной структурой, всегда отвечающей подгонкой своей архитектоники к конкретным условиям функционирования в пределах одного костного компонента сустава. Исследование суставного хряща с учетом этого обстоятельства даст, по нашему мнению, возможность полнее изучить его биологические свойства и особенности структурной организации, и на этой основе глубже понять адаптивную пластичность суставов.

Материал и методы. Объектом исследования являлся сибирский соболь (*Martes zibellina*), самцы и самки которого в возрасте 3—4 года были взяты из звероводческих ферм Московской обл. в период планового хозяйственного убоя.

Для исследования суставного хряща и его взаимоотношений с субхондральной костью отбирали тотальные распилы проксимального и дистального эпифизов свежеизвлеченной бедренной кости от 35 особей. Исследование проводили методами гистологии, сканирующей электронной микроскопии, микрорентгенографии и морфометрии. Отобранные гистологические образцы фиксировали в 10 %-ном нейтральном формалине с последующей заливкой в целлоидин и окраской гематоксилином и эозином, пикрофуксином по ван Гизону, а также использовали способ комбинированного окрашивания с красителями тиазинового ряда (Мажуга, Вечерская, 1974). Кусочки тканей для сканирующей электронной микроскопии фиксировали в 2,5 %-ном растворе глютаральдегида на фосфатном буфере с последующими: обезвоживанием, обезжириванием и напылением поверхности образца медью или золотом. Подготовленные образцы исследовали в растровом электронном микроскопе JSM-15. Микрорентгенографию полутонких шлифов кости проводили на пленке «Микрат-500» и пластинах ВР с использованием микрофокусного рентгеновского аппарата «Реис-И». Морфометрию структур хряща осуществляли под световым микроскопом с помощью окулярмикрометра.

Результаты исследований. На срезах головки и дистального эпифиза бедренной кости соболя при исследовании под световым и растровым микроскопом гиалиновый хрящевой покров на всем протяжении плотно примыкает к расположенной под ним костной пластинке. Пластинка эта

является частью костного эпифиза, замыкающего в единую систему концевые отделы вертикальных трабекул спонгиозы, всегда направленных к хрящу перпендикулярно (рис. 1). Такая архитектоника подхрящевого основания формируется при завершении в эпифизе энхондрального процесса; она построена по многоарочному принципу, поэтому обладает большой механической прочностью и способна выдерживать значительную опорную нагрузку. Граница между нижней поверхностью суставного хряща и субхондральной костью выглядит на срезе в виде слабо заметной зигзагообразной линии, в изгибах которой, на первый взгляд, трудно заметить какую-то закономерность. Поверхности хряща и подхрящевой пластины контактируют настолько плотно, что линия их соединения определяется не сама по себе, а скорее по особенностям во внутренней архитектонике костной пластины и примыкающего к ней хряща. Различия в ориентации волокнистых конструкций и топографических особенностей остеоцитов и хондроцитов в обеих структурах хорошо регистрируются на сканограммах (рис. 2, *а*) и под световым микроскопом (рис. 2, *б*). При более детальном анализе границы костно-хрящевого соединения можно заметить, что изгибы ее показывают прямую зависи-

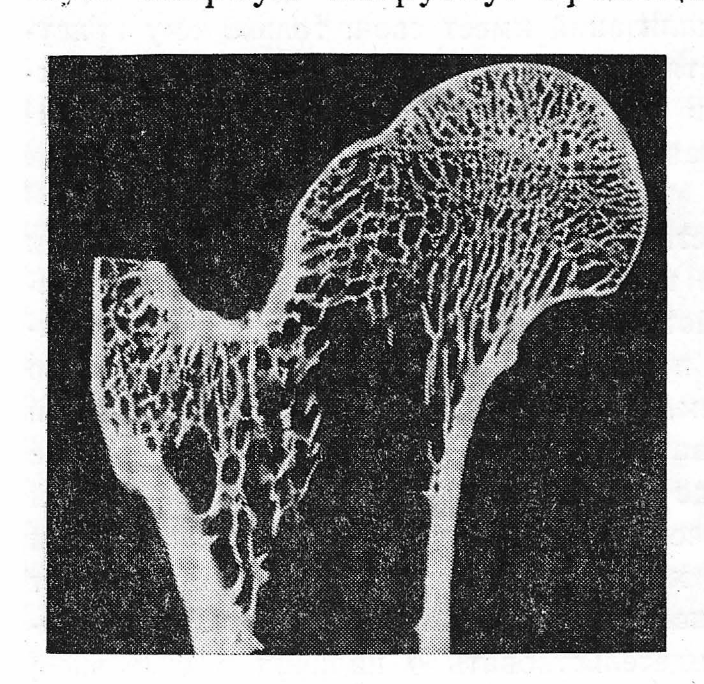


Рис. 1. Микрорентгенограмма проксимального эпифиза бедренной кости соболя. Единая система балочных структур, представленная вертикальными трабекулами спонгиозы эпифиза и субхондральной пластины ×10.

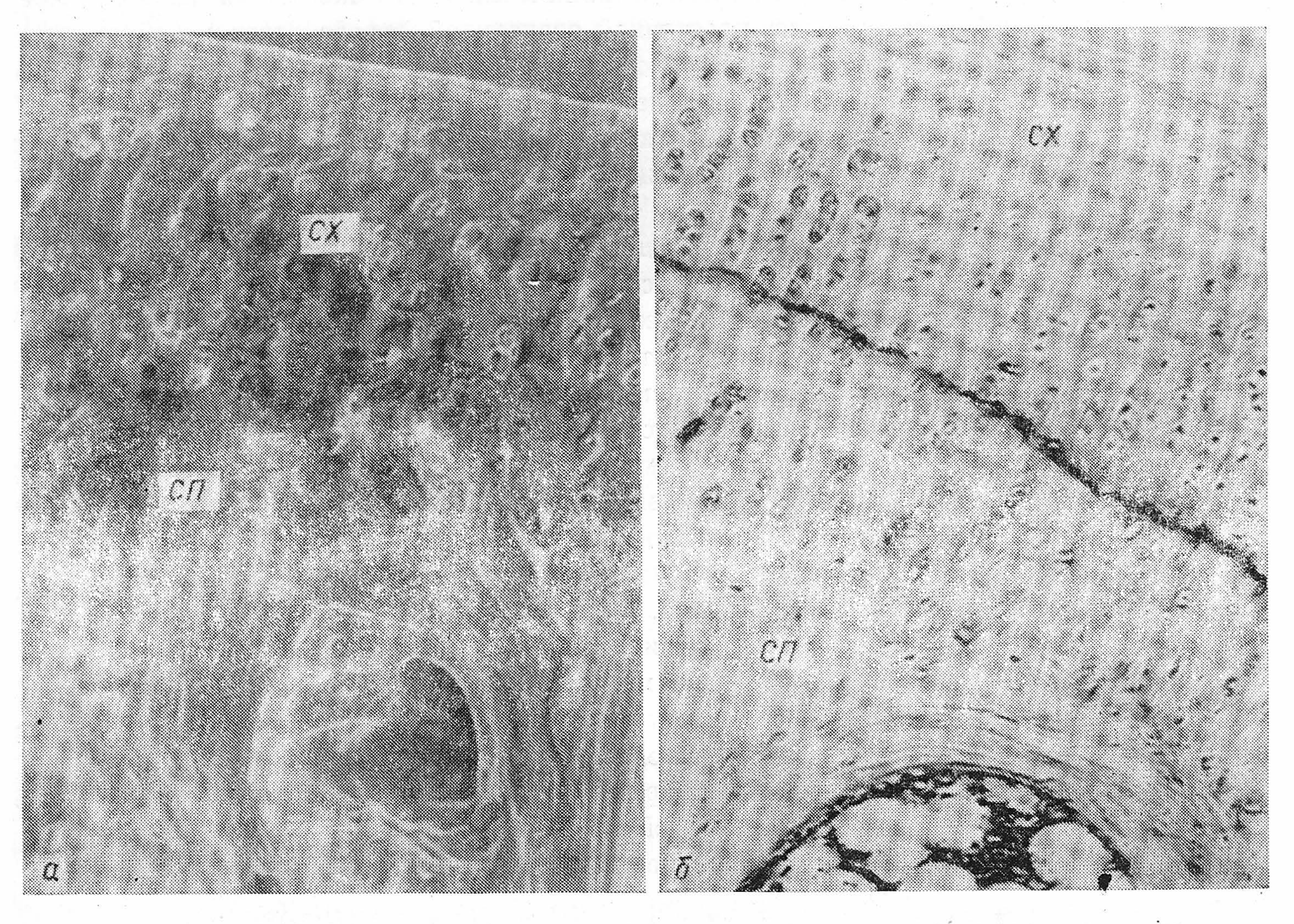


Рис. 2. Архитектоника суставного хряща (СХ) и субхондральной пластины (СП) проксимального эпифиза бедренной кости соболя:

а — структурные различия суставного хряща и подлежащей костной пластины. РЭМ. ×200; *б* — многочисленные изогенные группы хондроцитов суставного хряща и выраженные волокнистые структуры субхондральной пластины. Гематоксилин-эозин. Об. 10, ок. 6.

мость от глубины проникновения в подхрящевую пластину кровеносных капилляров со стороны костного мозга, имеющих вид клубочковых терминалей. В тех местах, где такие терминали проникают в толщу костной пластины на более значительную глубину, образуются бугорковидные выпячивания в сторону хряща, который, в свою очередь, как бы уступая место выпячиваниям костной пластины, несет на своей поверхности соответствующие углубления. В общей сложности рельеф соединения костной пластины и хряща по всей площади приобретает вид своеобразной холмистости. Прямого доступа капиллярных терминалей и костномозговых лакун к нижней поверхности суставного хряща, о чем сообщал в свое время Холмдаль (Holmdahl, 1951), в суставном хряще взрослых животных нами обнаружить не удалось.

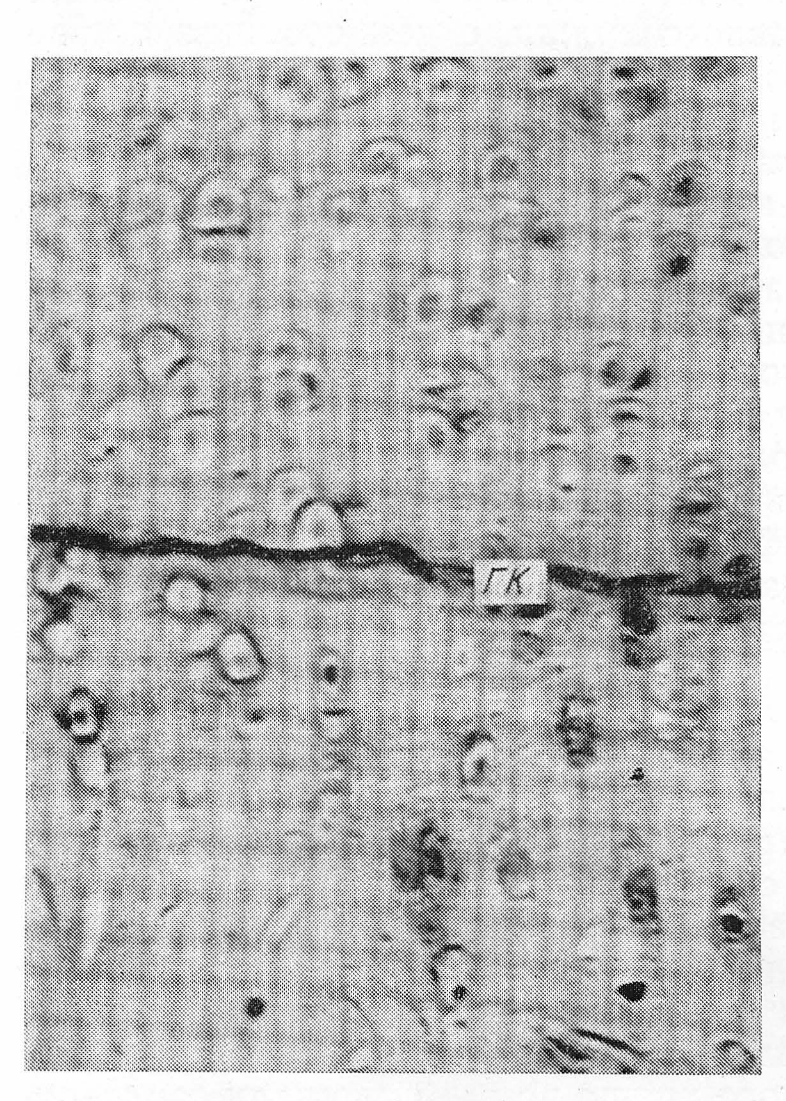
На вертикальных разрезах суставного хряща четко выделяется по тинкториальным свойствам зона кальцификации, составляющая примерно 1/3 его толщины и примыкающая непосредственно к подхрящевой пластине. От основной массы хряща зона кальцификации отделена хорошо выраженной извилистой границей, хотя извилины в ней менее значительны по глубине и протяженности, чем со стороны подхрящевой пластины. Граница кальцификации не показывает связи с цитоархитектоникой хряща; она проходит не только по матриксу, но и через изогенные группы клеток, так что отдельные хондроциты оказываются одной половиной в пределах зоны кальцификации, а другой — за ее пределами (рис. 3). Некальцифицированная часть суставного хряща (около 2/3 его толщины) окрашивается менее интенсивно с некоторой базофилией самой периферической полоски.

По количественному соотношению клеток и межклеточного вещества, состоянию хондроцитов и их взаимному расположению, по пролиферативному показателю хондроцитов и признакам изогении в суставном хряще заметно выделяются три структурные зоны: а) глубокая — зона гипертрофии и кальцификации; б) средняя — зона пролиферации; в) поверхностная — собственно суставная.

Соотношение по толщине средней и поверхностной зон примерно 2 : 1, где две части приходятся на среднюю зону. Впрочем, величины относительных размеров зон суставного хряща непостоянны, как и непостоянна толщина самого суставного хряща по всей площади сочленовной поверхности. Так, у соболя в центральной части головки бедра, в куполообразном секторе толщина суставного хряща 195,1 ± 16,1 мкм, что почти в 2,3 раза превышает толщину его периферических частей (65,3 ± 2,2 мкм). Еще более наглядны эти показатели на суставном рельефе дистального эпифиза: в центральной части латерального и медиального мыщелков бедра суставной хрящ всегда в 1,5—2 раза толще, чем по периферии. Различную толщину хрящевой покров имеет на медиальном и латеральном мыщелках.

Существенно отличаются упомянутые выше структурные зоны суставного хряща цитоархитектоникой (рис. 4). В глубокой зоне хондроциты расположены в виде небольших изогенных групп, всегда ориентированных вертикальными колонками и являющихся по существу нижними участками изогенных групп средней зоны. Поскольку толщина кальцифицированной зоны в различных частях сочленовной поверхности варьирует, то количество и размеры изогенных групп соответственно колеблются. В периферических участках сустава с самым тонким гиалиновым покровом в глубокой зоне можно видеть только один-два ряда хондроцитов, тогда как в наиболее утолщенных участках изогенные группы расположены в 5—8 этажей. В средней зоне самые крупные изогенные группы (по 5—7 клеток) сосредоточены вблизи глубокой зоны. Ближе к поверхностной зоне они становятся мельче (по 2 клетки), как и меньше по размерам здесь хондроциты. В поверхностной зоне хряща клетки, как правило, рассредоточены в одиночку и постепенно изменяют свою форму от вертикально вытянутых к округлым и горизон-

тально уплощенным у самой суставной поверхности. Здесь хондроциты на окрашенных срезах под световым микроскопом выглядят как оголенные пикнотические ядра без внешне заметного присутствия цитоплазмы. Характерным признаком в структуре поверхностной зоны суставного хряща является постепенно прогрессирующее по направлению к поверхности преобладание матрикса над клеточным компонентом. Такая последовательность изменения размеров, формы и локализации хондро-



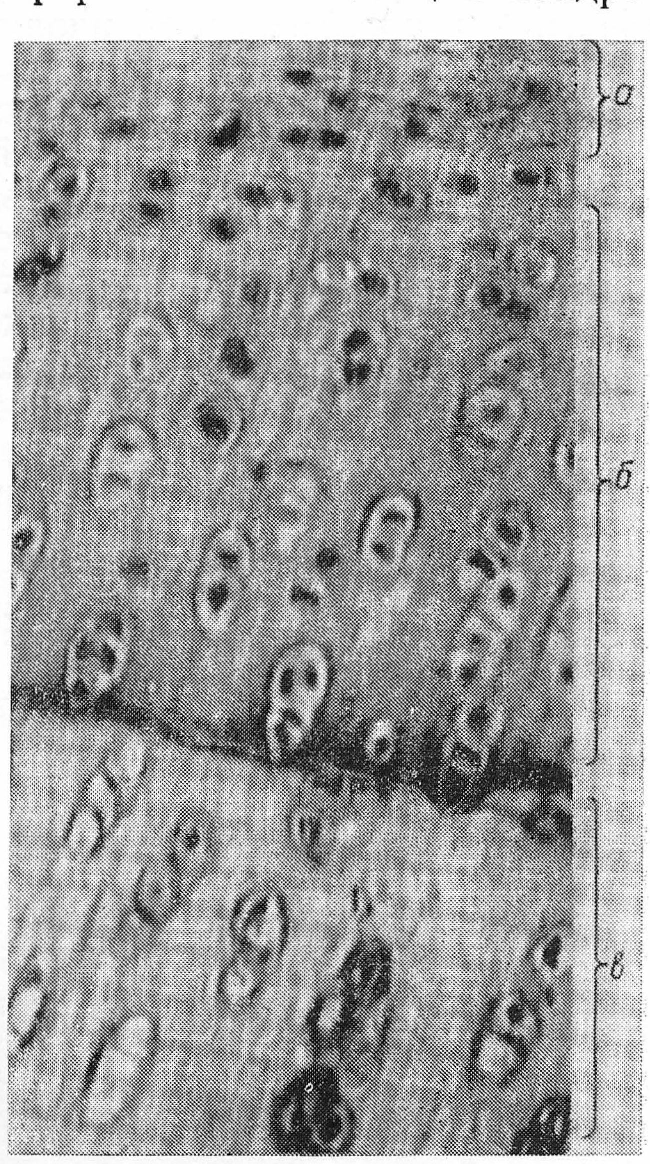


Рис. 3. Суставной хрящ дистального эпифиза бедренной кости соболя. Извилистая граница кальцификации (ГК), проходящая через группу хондроцитов, и зона контакта суставного хряща с субхондральной костью. Гематоксилин-эозин. Об. 25, ок. 4.

Рис. 4. Зональная дифференцировка суставного хряща проксимального эпифиза бедренной кости соболя:

а — одиночные хондроциты поверхностной зоны; *б* — изогенные группы среднего слоя; *в* — глубокая зона, представленная гипертрофированными хондроцитами. Гематоксилин-эозин. Об. 25, ок. 4.

цитов и массы гиалинового матрикса исключает возможность провести в хряще четкую границу между средней и поверхностной зонами.

Обсуждение результатов. При сравнении данных, имеющихся в специальной литературе о суставном хряще человека и домашних животных, с полученными нами на представителе куньих, приходится констатировать полную идентичность его по принципу устройства. Именно общие черты устройства выделяют его в ранг структуры, имеющей свои особые закономерности становления, трофики, роста и самообновления. Рассмотрим здесь каждое из свойств в отдельности.

Дифференцировка суставного хряща. От небольшого очажка, появившегося в центре хрящевого эпифиза, энхондральный процесс постепенно распространяется на всю его массу. Не замещается костью только узкая полоска хрящевой закладки, граничащая с синовиальной полостью сустава. Синовиальная среда сустава (с содержащейся в ней гиалуроновой кислотой) и является тем фактором, который ограничивает распространение энхондрального процесса на краевую зону хрящевого эпифиза, из которой дифференцируется дефинитивный су-

ставной хрящ. Как явствует из результатов специальных экспериментов (Дружинин, 1889), достаточно произвести вычленение сустава и удалить весь синовиальный покров, чтобы суставной хрящ прекратил свое существование, он просто замещается костью.

Структурная зональность суставного хряща. С момента, когда у краевой зоны хрящевого эпифиза прекращается действие энхондрального процесса, по всей нижней поверхности оставшейся гиалиновой полоски (бывшему фронту замещения) деятельностью остебластов формируется костная пластинка; с суставным хрящом она образует функциональное целое. В этот период суставной хрящ еще сохраняет исходную структуру, почти не отличающуюся от структуры бывшего хрящевого эпифиза. Однако новое костное дополнение создает для покоящегося на нем хряща не совсем обычные условия. Субхондральная кость заключает в себе множественные капиллярные терминали, которыми вблизи хряща образуется васкулярная зона (Мажуга, 1966; Мажуга, Харчук, 1967; Мажуга, Черкасов, 1971). В то же время с противоположной (суставной) поверхности на хрящ действует совершенно иная (аваскулярная) среда — синовия. Для клеток, находящихся на различной глубине в отдифференцировавшемся суставном хряще, создаются таким образом неравноценные условия питания и доступа кислорода, что в каждом случае сказывается определенным образом на их метаболизме. Из специальных экспериментальных наблюдений теперь известно, что адаптация хондроцитов к новой обстановке проявляется различной настройкой их к синтезу специфических продуктов, что приводит, в частности, к зональному распределению в толще хряща циклического гуанозинмонофосфата (цГМФ) и циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) и накоплению в глубокой зоне хряща особого протеина 35 К (Hadhazy et al., 1983). Достоверно установлено, что эти продукты определяющим образом влияют на состояние самого хряща и его клеток. Выявленный глобулярный белок 35 К отличается от других уже известных протеинов, связывающих кальций, избирательностью к осаждению гидроксиапатита. Его присутствие в хондроцитах глубокой зоны является причиной отложения здесь кристаллов этого минерала, ограничивающих влияние на хондроциты васкулярного фактора со стороны субхондральной пластины. В то же время цАМФ и цГМФ регулируют пролиферативную и биосинтетическую активности хондроцитов. Поскольку метаболическая обстановка вблизи зоны кальцификации благоприятствует накоплению цГМФ, стимулирующего репродуктивные свойства клеток, здесь образуется широкая область пролиферирующих хондроцитов, упакованных в многочисленные изогенные группы, поэтому на гистологическом срезе средняя полоса суставного хряща определяется как зона пролиферирующих клеток. Хондроциты средней зоны суставного хряща находятся в наиболее благоприятных и оптимальных по режиму трофики условиях. Высокий уровень их дифференцировки и метаболической активности доказан (Мажуга, Черкасов, 1971; Dziewiatkowski, 1954; Kincaid et al., 1972) по состоянию внутриклеточного аппарата биосинтеза, активности нуклеинового, белкового и гликозаминогликанового обменов, цитохимическими критериями оценки отдельных ферментных систем. Пролиферация хондроцитов поэтому сопровождается переходом их к специфическому биосинтезу компонентов межклеточного вещества, выработка которых на экспорт прогрессирует ближе к поверхностной зоне. Регулирующим фактором такой настройки хондроцитов выступает поддерживаемый здесь в определенной концентрации цАМФ, отличающийся свойством ингибирования репродукции клеток и стимулирования в них процессов биосинтеза (Hadhazy et al., 1983). Отложение в большом количестве межклеточного вещества и прекращение репродукции клеток приводит к территориальному разобщению хондроцитов из изогенных групп и последовательному формированию архитектоники, свойственной поверхностной зоне. В непосредственной близости к суставной поверх-

ности хондроциты постепенно деградируют и разрушаются, поэтому нет основания считать синовиальную среду сустава источником питания суставного хряща. В течение всей жизни суставной хрящ сохраняет теснейшую связь с хорошо выраженной субхондральной пластиной и только в таком состоянии он остается жизнеспособным. Из изложенного следует, что в трех структурно отличающихся зонах суставного хряща преимущественно действуют особые механизмы роста: в глубокой зоне — гидратация хондроцитов и межклеточное отложение гидроксиапатита; в средней зоне — пролиферация клеток; в поверхностной зоне — количественный прирост гиалинового матрикса.

Распределение суставного хряща по массе (толщине) и соотносительное развитие его структурных зон. По площади суставной поверхности масса суставного хряща, толщина его отдельных зон распределены всегда неравномерно. Условия опорно-локомоторной нагрузки сочленяющихся костных звеньев в суставе определяют их внешнюю конфигурацию, массивность и особенности суставного рельефа. Однако такая общая формулировка не позволяет определить конкретные факторы, влияющие на состояние суставного хряща. Действующую здесь закономерность можно раскрыть на основании результатов, добытых в последнее время в эксперименте (Van Kampen, Veldhuijzen, 1983). Оказывается, если агрегаты дифференцированных хондроцитов в культурах высокой плотности подвергать прерывистому воздействию высоким давлением (120 мбар; 0,3 герц) в течение 24 часов, то в них заметно стимулируется выработка матрикса с приростом массы культуры. Хондроциты при этом интенсивно ассимилируют радиоактивный сульфат для синтеза хондроитинсульфата.

При сопоставлении истинных картин распределения хрящевого покрова по площади суставной поверхности с результатами упомянутых опытов можно констатировать, что суставной хрящ отличается большей толщиной в участках сустава, испытывающих более значимую стато-динамическую нагрузку; по этой же, видимо, причине, суставной хрящ отличается по толщине на медиальном и латеральном мыщелках бедра, находящихся в различных условиях опорно-локомоторной нагрузки. Зона кальцификации и внутрихрящевая граница. Особо следует упомянуть здесь о кальцифицированной зоне, которая хотя и является частью общей массы суставного хряща и вкладывается в общую закономерность, тем не менее имеет некоторые особенности. К ним относятся прежде всего извилистая граница соединения кальцифицированного хряща с субхондральной костью и четко выступающая граница между глубокой и средней его зонами.

Сущность этих признаков теперь достаточно ясна. Извилистый контур контакта суставного хряща с субхондральной костью, создающий некоторую вариабельность в толщине кальцифицированной зоны, является фактически отражением финального этапа энхондрального процесса. При этом клубочковые терминали по фронту замещения заходят в массу резорбируемого хряща в отдельных точках на различную глубину. Формирующаяся замыкательная костная пластинка приобретает при этом холмистый рельеф, который на вертикальных срезах хряща образует извилистую линию.

Что же касается границы между кальцифицированной зоной самого хряща и его зоной пролиферации, то ее пытались оценивать (Гонгадзе и др., 1978) как самостоятельную структуру, наделенную всеми свойствами клеточных мембран. Однако новейшие исследования с применением световой, электронной микроскопии с микрорадиографией (Havelka et al., 1983) еще раз подтвердили мнение, что в данном случае имеет место разделительная поверхность, а не мембрана. Подобный внутритканевой раздел всегда возникает между кальцифицированной и некальцифицированной зонами в различных видах хряща независимо от его топографии в организме.

Гонгадзе Л. Р., Харазишвили Г. Б., Гугушвили Р. М. О некоторых особенностях костно-хрящевой границы в процессе старения // Сб. науч. тр. НИИ травматологии и ортопедии МЗ ГССР.— 1978.— Т. 16.— С. 41—46.
Дружинин М. Об изменениях суставного хряща при вычленении.— Спб., 1889.— 126 с.
Мажуга П. М. Функциональная морфология кровеносных сосудов конечностей человека и животных.— Киев : Наук. думка, 1966.— 258 с.
Мажуга П. М., Вечерская Т. П. Способ комбинированного окрашивания клеточных и тканевых структур на гистологических срезах костно-хрящевой ткани // Цитология и генетика.— 1974.— **8**, № 2.— С. 197.
Мажуга П. М., Харчук Л. Н. Возрастные особенности суставного хряща по данным люминесцентной микроскопии // Тр. 8-й науч. конф. по возрастной морфологии, физиологии, биохимии.— М. : Просвещение, 1967.— Ч. 1.— С. 182—183.
Мажуга П. М., Черкасов В. В. Оценка функционального состояния хондроцитов суставного хряща по данным электронной микроскопии, авторадиографии и люминесценции // Цитология и генетика.— 1971.— № 5.— С. 452—456.
Dziewiatkowski D. Radioautografic visualization of sulfur-S^{35} disposition in the articular cartilage and bone of suckling rats following injection of labelled sodium sulfate // J. Exp. Biol. Med.— 1954.— **99**.— P. 283—298.
Godman G. C., Porter K. R. Chondrogenesis studied with the electron microscope // J. Biophys. and Biochem. Cytol.— 1960.— **8**.— P. 719—760.
Hadhazy Cs., Laslo M., Rethy A. a.o. Regulative interaction during in vitro cartilage differentiation // Biology of the cartilage : XII Symp. Europ. Soc. Osteoarthrology.— Debrecen, 1983.— P. 97—98.
Holmdahl D. E. Etwas über die Morphohystologie des Gelenkknorpels // Verh. anat. Ges. Jena.— 1951.— S. 101—106.
Havelka S., Horn V., Valouch P., Spohrova D. The calcified -noncalcified cartilage interface: the tidemark // Biology of the cartilago : XII symp. Europ. Soc. Osteoarthrology.— Debrecen, 1983.— P. 52—55.
Kincaid S. A., Vosickle D. S., Wilsman N. J. Histochemical evidence of a functional heterogenety of the chondrocytes of adult canine articular cartilage // Histochem. J.— 1972.— **4**.— P. 237—243.
Van Kampen G. P. J., Veldhuijzen J. P. Cartilage response to mechanical forces studied in aggregated chondrocytes // Biology of the cartilage : XII symp. Europ. Sos. Osteoarthrology.— Debrecen, 1983.— P. 103—105.

Московская ветеринарная академия
им. К. И. Скрябина
Получено 18.03.85

РЕФЕРАТЫ ДЕПОНИРОВАННЫХ СТАТЕЙ

Крылатые мигранты Forda marginata Koch. и их личинки (Hom., Aphidinea, Pemphigidae) / Валентюк Е. И.; Ред. журн. Вестн. зоологии АН УССР.— Киев, 1985.— 9 с.: ил. 3.— Библиогр.: 2 назв.— Деп. в ВИНИТИ 15.01.86 № 350 — В 86.

В статье приведены морфологические характеристики мигрантов *Forda marginata* Koch. и их личинок из колбасовидных галлов на фисташке дикой в районе Карадагского заповедника. Приведены данные по биологии развития мигрантов, их плодовитости.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена, Киев

Морфологические и биологические особенности 2-го и 3-го поколения Forda marginata Koch. (Hom., Aphidinea, Pamphigidae) / Валентюк Е. И.; Ред. журн. Вестн. зоологии АН УССР. — Киев, 1985. — 10 с.: ил. 3. — Библиогр.: 2 назв. — Рус. — Деп. в ВИНИТИ 15.01.86 № 351 — В 86.

В боковых галлах фисташки дикой на территории Карадагского заповедника прослежено развитие 2-го и 3-го поколения *Forda marginata.* В статье приведены биологические особенности и морфологические характеристики этих двух поколений жизненного цикла указанного вида тлей. Общая продолжительность развития, 2-го поколения 4—20 особей, 3-го — 9—10.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена, Киев

Сапробная характеристика некоторых коловраток (Rotifera) Полесья УССР. / Овандер Э. Н.; Ред. журн. Вестн. зоологии, АН УССР.— Киев. 1985.— 8 с.— Библиогр.: 8 назв.— Деп. в ВИНИТИ 15.01.86, № 353 — В 86. В.

В статье представлены сапробная характеристика 28 видов, подвидов и форм коловраток Полесья УССР, позволяющая дать оценку качества воды при нарастании антропогенного воздействия на водоемы.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена, Киев